

宁波地区黑斑蛙的繁殖生态和产卵地选择

王彦平^{1,2}, 武正军^{1,2}, 陆萍^{1,2}, 张方^{1,2}, 李义明^{1,*}

(1. 中国科学院动物研究所 动物生态与保护生物学重点实验室, 北京 100080;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 黑斑蛙是我国分布最广的两栖动物之一, 但目前有关其繁殖生态和产卵地选择还所知甚少, 而且多局限于定性描述。2004—2006 年在宁波地区黑斑蛙的繁殖期, 对黑斑蛙的繁殖生态研究分析表明, 该蛙在繁殖期的种群密度为 0.0903 ± 0.0029 只/m ($n = 11$); 该蛙是雌雄二形性的蛙类, 雌性蛙类的体重和体长都显著大于雄性; 该蛙窝卵数的变化幅度较大 (1 546—7 897 个), 平均窝卵数为 4643.04 ± 235.96 个 ($n = 50$); 卵径范围为 1.50—1.74 mm, 平均卵径大小为 1.6050 ± 0.0046 mm ($n = 226$)。对黑斑蛙产卵地选择的研究结果表明, 产卵地在水域比率、裸地比率、植被盖度、水深、水温 and 水的透明度等方面与随机样方不同; 该蛙偏爱在水域比率和植被盖度较高的生境产卵, 而避免在水体较深的生境产卵。为了更好地保护黑斑蛙的产卵栖息地, 今后应优先保护水域比率和植被盖度较高而水体不深的生境。

关键词: 黑斑蛙; 繁殖生态; 产卵地选择

中图分类号: Q959.530.8; Q954.4

文献标识码: A

文章编号: 0254-5853 (2007) 02-0186-07

Breeding Ecology and Oviposition Site Selection of Black-spotted Pond Frogs (*Rana nigromaculata*) in Ningbo, China

WANG Yan-ping^{1,2}, WU Zheng-jun^{1,2}, LU Ping^{1,2},
ZHANG Fang^{1,2}, LI Yi-ming^{1,*}(1. Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology,
the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China;

2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: The Black-spotted pond frog (*Rana nigromaculata*) is one of the most widely distributed species in China. However, to date there are few qualitative descriptions of their breeding ecology and oviposition site selection. Such issues have important implications for establishing more effective conservation and protection management strategies for this species. From 2004 to 2006, we studied *R. nigromaculata* in Ningbo, China, to quantify their breeding ecology and oviposition site selection. Analyses of breeding ecology showed that: (1) mean frog density in the breeding season was $0.0903 \pm 0.0029/\text{m}$ ($n = 11$) (all data are listed as Mean \pm SE); (2) *R. nigromaculata* is a sexually dimorphic species, with females significantly larger than males in both body weight and snout-vent length; (3) the clutch size averaged 4643.04 ± 235.96 eggs (range 1 546–7 897, $n = 50$); and (4) the egg size ranged from 1.50 to 1.74 mm in diameter, with an average egg size of 1.6050 ± 0.0046 mm ($n = 226$). Oviposition sites differed significantly from randomly selected sites in percentages of water, bare ground and vegetation cover, water depth (cm), water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and water turbidity. *Rana nigromaculata* preferred microhabitats with higher percentages of water and vegetation cover, while it avoided microhabitats with deeper water. The results suggest that microhabitats with higher percentages of water and vegetation cover, but not deeper water, should be priorities for protection to conserve the breeding habitats of *R. nigromaculata*.

Key words: *Rana nigromaculata*; Breeding ecology; Oviposition site selection

* 收稿日期: 2006-11-06; 接受日期: 2006-12-27

基金项目: 国家自然科学基金 (30270264); 中国科学院知识创新工程资助项目 (KSCX3-IOZ-02, KSCX2-SW-118)

* 通讯作者 (corresponding author), E-mail: liym@ioz.ac.cn

第一作者简介: 王彦平 (1977-), 男, 博士, 主要从事两栖类和鸟类生态学与保护生物学研究。

黑斑蛙 (*Rana nigromaculata*) 是我国分布最广的两栖动物之一 (Zhao & Adler, 1993; Fei, 1999)。黑斑蛙在生态系统中具有重要作用, 它不仅可捕食多种节肢动物 (Zhang & Gao, 1989; Huang, 1990; Hirai & Matsui, 1999), 还是许多蛇类、肉食性哺乳类、涉禽类和猛禽类等大型脊椎动物的重要食物 (Goin et al., 1978; Huang, 1990; Pough et al., 2003)。然而, 由于栖息地减少、人为捕猎和野生动物贸易等原因 (Huang, 1990; Li & Li, 1995), 该蛙种群数量已呈下降趋势。1996 年以来, 黑斑蛙已经被我国许多省份和地区列为重点保护动物 (The Standing Committee of Hainan People's Congress, 1996; The Conservation Office for Wild Animals and Plants of Guangdong Province, 2002; Anhui People's Government, 2003; Hebei People's Government, 2005; Jiangxi People's Government, 2006)。

两栖类的繁殖生态研究包括繁殖地点、繁殖时间、雌雄性比和形态区别、性成熟时的体长及产卵等方面 (Zou, 1993)。国内有关黑斑蛙的繁殖生态学研究较少, 仅有少量该蛙产卵习性的描述 (Lin, 1958; Wang, 1965)。有关该蛙繁殖生态的许多基本问题, 如繁殖期的种群密度、性比、性成熟时的体长、窝卵数和卵径大小等都还不清楚。对黑斑蛙繁殖生态的研究, 不仅可以加深我们对其繁殖特征的了解, 而且对其种群恢复计划的制定也具有重要的指导作用 (Semlitsch, 2002)。

产卵地选择是雌性个体将卵产在与随机地点不同的地点的行为过程 (Wilson, 1998)。此行为过程具有使卵免受天敌捕食和免受极端环境影响的功能 (Joern & Jackson, 1981; Becker & Erdelen, 1982; Petranks, 1990; Burger, 1993)。由于绝大多数两栖类在产卵后缺少卵守护 (egg attendance)、卵的热调节 (egg thermoregulation)、育雏等亲体关怀行为 (postovipositional care) (Huang, 1990; Pough et al., 2003); 因此, 产卵地选择对卵的发育、生长和存活率等具有重要的影响 (Wilson, 1998; Kolbe & Janzen, 2001)。然而, 有关黑斑蛙产卵地选择的研究均仅为定性描述 (Huang, 1990; Fei, 1999), 甚至有关其产卵地选择及相关影响因素还未见有定量的、系统的研究。

本文对宁波地区黑斑蛙的繁殖生态和产卵地选择进行了研究, 并分析了影响其产卵地选择的主要因素。这有助于加深对其繁殖生态学的了解, 并对

保护其栖息地生境, 提高繁殖率和成活率, 以及制定有效的物种保护策略具有重要的实际意义。

1 方 法

1.1 研究物种

黑斑蛙体形较大, 雄蛙体长 62.3 mm, 雌雄体长 74.4 mm。雄性第二特征明显, 第一指内侧有灰色婚垫, 有 1 对咽侧外声囊, 有雄性线。该蛙广泛栖息于平原或丘陵的水田、池塘、湖沼、河流及海拔 2 200 m 以下的山地。黑斑蛙为杂食性蛙类, 其食物主要包括膜翅目、鞘翅目、双翅目、半翅目、鳞翅目等多种节肢动物类和甲壳纲动物 (Zhang & Gao, 1989; Huang, 1990; Hirai & Matsui, 1999)。在浙江省, 该蛙 3 月份出蛰并开始繁殖, 繁殖高峰期 4—5 月, 于 7 月份停止繁殖。在繁殖季节, 喜欢在水稻田、浅水池塘、浅水沟等栖息地产卵, 一般不将卵产在深水池塘和溪流等流水水体中 (Huang, 1990)。每年产卵一次, 所有卵一次性产出, 每窝卵为 780—5514 粒。所有卵彼此黏连成团状, 卵径为 1.5—2.0 mm, 动物极深棕色, 植物极淡黄色或乳白色, 通常黏着在植被上。新产出的卵一般在 3—4 天孵化成蝌蚪, 然后大约经过 2 个月完成变态 (Huang, 1990)。

1.2 研究地点

研究地位于宁波北仑区的郭巨镇和邱隘镇, 地理坐标为北纬 29°41'—30°01', 东经 121°39'—122°10'。北仑区气候属亚热带季风性气候, 年平均气温 16.3℃, 1 月平均气温 5.2℃, 7 月平均气温 27.8℃, 年平均降水 1 297 mm (Cui, 1998)。植被主要为中亚热带常绿阔叶林。地形地貌属沿海丘陵平原区, 丘陵和平原相间分布, 平原约占 30%, 丘陵约占 70% (Zhejiang Bureau of Surveying and Mapping, 1989)。根据实地调查并参照 Wu et al (2004) 的研究, 可将黑斑蛙的栖息地划分为以下类型: 稻田、水沟、池塘、水库、河流、旱地。关于各类栖息地的定义参见 Wu et al (2004)。北仑区最高海拔为 657 m, 共有两栖动物 17 种, 其中蛙形目 (Raniformes) 13 种, 蝾螈目 (Salamandri-formes) 4 种 (Huang, 1990; Li et al., 1998)。

选择郭巨和邱隘这两个研究地点主要是基于: (1) 这两个地点有工作基础, 其物种组成比较清楚 (Li et al., 1998); (2) 这两个地点较偏远, 没有人为捕抓活动, 从而可以保证数据的准确性; (3) 这

两个地点有黑斑蛙生存所需的各种栖息地，便于进行产卵地选择研究，而其他邻近地点由于大量种植花木等人为活动已经导致该蛙栖息地类型和面积的大量减少或消失。

1.3 调查方法

在 2004 年 3—7 月、2005 年 4—5 月和 2006 年 5 月期间，对郭巨镇和邱隘镇的稻田、水沟、池塘、水库、河流、旱地等栖息地进行了调查，搜集有关黑斑蛙产卵地的相关栖息地变量及其种群密度、性比、性成熟时的体长、窝卵数及卵径大小等繁殖生态数据。

1.3.1 栖息地变量调查 由于黑斑蛙适宜栖息地的减少，尽管蛙的卵块在野外较容易发现，但卵块的数量却相对较少，因此本研究采用 Logistic regression 实验设计中的 Case-Control 设计来调查和分析其产卵地选择 (Keating & Cherry, 2004)。该实验设计 (Case-Control) 适合于卵或巢容易发现，其数量却相对较少的情况 (Keating & Cherry, 2004)。

在上述调查期间，每天 8: 30—16: 00，在每个调查点沿稻田、水沟、池塘、水库、河流、旱地等栖息地的可接近岸边仔细搜寻黑斑蛙的卵块。发现卵块后，以卵块为中心点，将一个 1 m² 大小的细铁丝框放置其上，对其中的栖息地变量进行测量 (表 1) (Burger & Zappalorti, 1986; Wilson, 1998; Kolbe & Janzen, 2001)。随后，对随机样方的栖息

地变量也进行同样的测量。随机样方的确定采用随机数字表，具体为：从随机数字表抽取 2 个数字，一个用来表示随机样方的方向；另一个用以表示随机样方距产卵地中心的距离 (Burger & Zappalorti, 1986; Burger, 1993)。

1.3.2 卵的采集和测量 在进行完上述栖息地变量的测量后，将卵块整个放入到直径大约为 20 cm 的塑料盆内，然后将每窝卵分别放入一个贴有标签 (标有采集地点和栖息地类型) 的塑料袋中带回室内，以便进行进一步测量。在室内，将每窝卵在白磁盘中铺展开，并用电子计数器来计算窝卵数。在每一窝卵中，随机选择 6 个卵，用游标卡尺来测量其卵径 (精确到 0.02 mm, Tejedo, 1992)。

由于卵在发育到 Gosner 10 之后会呈现椭圆形 (Gosner, 1960)，从而影响卵径测量的准确性，因此所有卵径的测量都是在此阶段之前进行。当采集到的卵块已经发育到 Gosner 10 之后，此时只对其窝卵数进行计数，而不再测量其卵径。在对蛙卵进行上述测量后，再将其放回到原来的采集地点。

1.3.3 蛙的密度调查 在每晚的 19: 00—21: 30，在白天采集蛙卵的地点用样线法调查蛙的密度 (Jaeger, 1994)。每条样线宽为 2 m，长为 50—200 m，取决于调查栖息地的大小及其可接近程度。在调查时，用 12 V 的灯照明，沿着稻田的田埂和水沟、池塘、水库、河流等栖息地的可接近岸边，

表 1 黑斑蛙产卵地和随机样方中栖息地变量的测量及其说明
Tab. 1 Habitat variables measured at *Rana nigromaculata* oviposition and random sites

变量 Variables	测量及说明 Measurement and Description
水域 Water (%)	估测值，分为 5 个等级：1 (0%—20%)，2 (21%—40%)，3 (41%—60%)，4 (61%—80%)，5 (81%—100%)。
裸地 Bare ground (%)	估测值，分为 5 个等级：1 (0%—20%)，2 (21%—40%)，3 (41%—60%)，4 (61%—80%)，5 (81%—100%)。
植被盖度 Vegetation cover (%)	估测值，分为 5 个等级：1 (0%—20%)，2 (21%—40%)，3 (41%—60%)，4 (61%—80%)，5 (81%—100%)。
水温 Water temperature (℃)	实测值，为水的表层温度。用最小刻度为 0.1℃ 的温度计在水面表层 2 cm 处进行测量 (McAlpine & Dilworth, 1989)。
水深 Water depth (cm)	实测值，用最小刻度为 1 mm 的钢尺进行测量。
水透明度 Water turbidity	估测值，分为 5 个等级：1 表示水非常清澈，5 表示水非常混浊。
pH 值	实测值，用测量范围为 0—14 的 pH 试纸在水面表层 2 cm 处进行测量 (McAlpine & Dilworth, 1989)。
鱼有无 Fish presence or absence	实测值，采用观察法 (visual encounter surveys, Heyer et al, 1994) 和网抄法 (dip-netting sweep, Pearl et al, 2005) 来确定样方内及样方所在的大生境是否有鱼类的出现。鱼类作为蛙卵的捕食天敌因素 (Kat et al, 1988; Pilliod & Peterson, 2001)。
距最近道路的距离 Distance to the nearest road (m)	实测值，用 GPS 测量样方中心到最近道路的距离。该变量作为潜在的人为干扰因素 (Sergio et al, 2004)。

仔细搜寻和计数每一只发现的黑斑蛙。调查时行进的速度为 1—2 km/h, 用 GPS 记录每条样线的长度。为避免不同调查者对蛙发现和识别的个体差异, 所有密度调查均由一人完成。

1.3.4 蛙的采集和测量 在调查完蛙的密度后, 沿着相同的样线采用手抓或网捕的方法尽量捕捉所有遇见的黑斑蛙个体。随后, 将每条样线抓捕的黑斑蛙分别放入不同的塑料袋中带回室内, 以便进行进一步的测量。在室内, 用天平和游标卡尺分别测量蛙的体重(精确到 0.1 g)和体长(snout-vent length)(精确到 0.02 mm), 并鉴定性别。对蛙的性别鉴定主要根据雄性第二性征, 有婚垫和雄性线的个体被认为是雄性(Huang, 1990; Fei, 1999); 由于雌性和亚成体在外观上没有明显的特征可以区别, 因此将比最小雄性还小的个体确定为亚成体, 而其他没有雄性特征的个体则为雌性(相似的方法见 Hirai (2004) 和 Wu et al (2006))。在进行上述测量和处理后, 于第二天清晨将其放回到原来抓捕的栖息地。

1.3.5 统计分析 每条样线的黑斑蛙密度 = 黑斑蛙数量/样线长(只/m)。采用所有样线的平均值来代表每个调查点的种群密度。用 t 检验来比较不同性别黑斑蛙的身体大小差异。用每个地点所抓取的所有蛙的雌雄比作为其繁殖期的性比。对黑斑蛙种群密度、身体大小、窝卵数和卵径的 t 检验表明, 这些变量并不存在地点和年间差异($P > 0.05$), 为了增大样本量, 将其合并进行分析。

用 Logistic regression 确定影响黑斑蛙产卵地选择的主要因素。分析时, 为减少共线性和回归模型中的变量数量, 先用 Mann-Whitney U 检验对有蛙卵出现的样方和随机样方中所测量的变量进行比较, 然后仅将在这两类样方中有显著差异的变量进入多元逐步回归处理(Sergio et al, 2004)。

在进行上述分析前, 先用单样本 $K-S$ 检验以分析数据的正态性, 当数据呈正态分布时, 用 t 检验对均值进行比较; 若为非正态分布, 则采用非参数 Mann-Whitney U 检验。平均值表示为 Mean \pm SE。显著性水平定为 $\alpha \leq 0.05$ (双尾检验)。以上分析均采用 SPSS for Windows 13.0 统计分析软件完成。

2 结 果

2.1 黑斑蛙的繁殖生态

黑斑蛙繁殖期的种群密度为 0.0903 ± 0.0029 只/m ($n = 11$), 但不同栖息地中的种群密度并不存在显著差异 (ANOVA, $F_{2,8} = 0.17$, $P = 0.846$)。在调查期间, 共抓到 76 只成年黑斑蛙, 其中雄性 52 只, 雌性 24 只, 雌雄性比为 1:2.17。本研究中具有第二性征的最小雄性黑斑蛙的大小为 12.0 g 和 49.26 mm, 最小雌性个体的大小为 18.5 g 和 53.26 mm。 t 检验表明, 黑斑蛙是雌雄二形性的蛙类, 雌性蛙类的体重(雌性 = 42.54 ± 4.09 g, 雄性 = 26.59 ± 1.07 g; $t = 5.024$, $P < 0.001$)和体长(雌性 = 73.45 ± 2.30 mm, 雄性 = 65.04 ± 1.05 mm; $t = 3.324$, $P = 0.002$)都显著大于雄性。

在各类栖息地中共找到黑斑蛙的卵块 50 个, 其中 38 个位于稻田, 10 个位于水沟, 1 个位于河流, 1 个位于池塘, 而在旱地和水库中未发现有卵的分布。卡方检验表明, 黑斑蛙卵块在各类栖息地中的分布不是随机的 ($\chi^2 = 73.68$, $df = 3$, $P < 0.001$)。窝卵数的变化幅度较大 (1 546—7 897 个), 平均窝卵数为 4643.04 ± 235.96 个。对 226 个卵径的测量表明, 卵径范围为 1.50—1.74 mm, 平均卵径大小为 1.6050 ± 0.0046 mm。

2.2 黑斑蛙的产卵地选择

Mann-Whitney U 检验表明, 在黑斑蛙的产卵地与随机样方中, 除了 pH 值、有无鱼类以及距最近道路的距离无显著差异外, 其他 6 个栖息地变量都有显著差异(表 2)。在这 6 个栖息地变量中, 有 3 个进入了多元逐步回归模型: 即水域比率、植被盖度和水深(表 3)。该模型对黑斑蛙产卵地的预测正确率为 97.8%, 对随机样方的预测正确率为 93.3%, 总的预测正确率为 95.6%。

3 讨 论

3.1 黑斑蛙的繁殖生态

本文首次对黑斑蛙在繁殖期的种群密度、性比、性成熟时的身体大小、窝卵数和卵径大小等繁殖生态进行了定量研究。研究结果表明, 黑斑蛙在性别组成上以雄性为主, 这与其他一些无尾目的研究结果相似(Li & Chen, 1986; Tian et al, 1998)。在本研究中, 最小雄性黑斑蛙的大小为 12.0 g 和 49.26 mm, 最小雌性个体大小为 18.5 g 和 53.26 mm。而在 Zheng et al (2002) 的研究中, 最小雄性黑斑蛙的大小为 24.0 g 和 65.12 mm, 最小的雌性个体大小为 24.71 g 和 65.49 mm。性成熟时身体大

表 2 黑斑蛙产卵地与随机样方内变量的差异比较

Tab. 2 Comparison of habitat variables measured at *Rana nigromaculata* oviposition and random sites

变量 Variables	产卵地 Oviposition sites	随机样方 Random sites	<i>U</i>	<i>P</i>
	Mean ± <i>SE</i> (<i>n</i> = 45)	Mean ± <i>SE</i> (<i>n</i> = 45)		
水域 Water (%)	74.33 ± 1.80	32.44 ± 2.77	-7.39	< 0.001
裸地 Bare ground (%)	2.67 ± 0.67	16.22 ± 2.45	-4.74	< 0.001
植被盖度 Vegetation cover (%)	23.00 ± 1.94	51.33 ± 3.63	-5.44	< 0.001
水温 Water temperature (°C)	26.33 ± 0.37	25.22 ± 0.30	-2.40	0.016
水深 Water depth (cm)	10.35 ± 2.14	8.64 ± 4.59	-6.70	< 0.001
水透明度 Water turbidity	1.04 ± 0.03	1.40 ± 0.14	-2.52	0.012
pH 值	6.84 ± 0.05	6.91 ± 0.07	-0.68	0.499
鱼有无 Fish presence or absence	0	0.04 ± 0.03	-1.42	0.155
距最近道路的距离	12.49 ± 1.50	12.50 ± 1.60	-0.124	0.902
Distance to the nearest road (m)				

表 3 预测黑斑蛙产卵地占有的逻辑斯蒂回归模型参数

Tab. 3 Significant habitat variables in logistic regression model that best separated pond frog oviposition sites from random sites

变量 Variables	<i>B</i>	Wald	<i>P</i>
水域 Water (%)	30.12	9.25	0.002
植被盖度 Vegetation cover (%)	16.61	3.71	0.054
水深 Water depth (cm)	-0.05	9.13	0.003
常数 Constant	-22.27	6.40	0.011

小的差异可能与其在不同地点间所面临的气候和温度等非生物因素有关 (Ashton, 2002; Laugen et al, 2005), 也可能与捕食天敌和食物资源量等生物因素差异有关 (Reznick et al, 1996; Stearns et al, 2000; Wu et al, 2006)。

本研究表明, 黑斑蛙是雌雄二形性的蛙类, 雌性蛙类的身体显著大于雄性, 这与 Zheng et al (2002) 的研究结果是一致的。雌性和雄性在年龄上的差异、死亡率的不同、对资源利用的差异等都可能会导致该蛙雌雄二形性的产生 (Shine, 1979; Howard, 1981; Andersson, 1994; Monnet & Cherry, 2002)。在本研究中, 黑斑蛙的窝卵数为 1 546—7 897 个, 这与 Wang (1957) 报道的 700—3 500 个及 Lin (1958) 报道的 786—5 114 个不同。该差异可能与黑斑蛙在不同地点间的身体大小差异有关 (Tilley, 1968; Sæther, 1987), 还可能与其面临的食物量及捕食天敌等因素的差异有关 (Clifford & Anderson, 2001; Zanette et al, 2006)。

3.2 黑斑蛙的产卵地选择

本文首次对黑斑蛙的产卵地选择进行了定量研究。研究结果表明, 水域比率、植被盖度和水深是影响黑斑蛙产卵地选择的主要因素: 黑斑蛙偏爱在

水域比率较高的生境产卵, 这可能与该蛙类体型较大, 需要较大的水域面积来完成繁殖、交配与产卵有关。其偏爱在植被盖度较高的生境产卵, 可能与植被能为其提供逃避敌害有关 (Werner et al, 1983; Babbitt & Jordan, 1996; Laurila, 1998); 其避免在水体较深的生境产卵, 可能与卵的发育需要消耗大量的氧, 也需要一定的温度有关 (Lin, 1958)。在深水环境中, 氧的含量较低, 水温上升也较慢, 因此不利于卵的发育, 这可能是导致黑斑蛙避免在水体较深的生境产卵的主要原因 (Lin, 1958)。

尽管裸地比率、水温和水的透明度等变量在产卵地与随机样方之间存在显著差异, 但它们并不是影响黑斑蛙产卵地选择的主要因素。裸地比率对黑斑蛙产卵地选择没有影响, 可能是由于该变量只是水域比率的一个协变量, 因为两者表现出很强的相关性 ($r = -0.411$, $n = 90$, $P < 0.001$)。水温和水的透明度也不是影响黑斑蛙产卵地选择的主要因素, 可能与这两个变量在产卵地和随机样方中的差异幅度很小有关 (表 2)。

本研究对保护黑斑蛙的栖息地生境, 以及制定有效的物种保护策略也具有重要的实际意义。从大生境上来讲, 由于黑斑蛙卵块在各类栖息地中的分布不是随机的, 而且绝大多数都分布在稻田和水沟, 因此, 应优先保护这两类生境。从微栖息地方面来看, 由于黑斑蛙偏爱在水域比率和植被盖度较高的生境产卵, 避免在水体较深的生境产卵 (表 3), 因此, 今后在制定保护措施时应优先考虑保护水域比率和植被盖度较高而水体不深的微生境, 这样便可更好的保护该蛙的产卵栖息地, 从而提高其繁殖率和成活率。

参考文献:

- Andersson M. 1994. Sexual Selection [M]. New Jersey: Princeton University Press.
- Anhui People's Government. 2003. The list of key conservation wild animals of Anhui Province [Z]. [安徽省人民政府. 2003. 安徽省地方重点保护野生动物名录. <http://www.yfzs.gov.cn/gb/info/lawdata/difang/anhui/2003-03/20/0905471330.html>]
- Ashton KG. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule [J]. *Can J Zool*, **80**: 708-716.
- Babbitt KJ, Jordan F. 1996. Predation on *Bufo terrestris* tadpoles: Effects of cover and prey identity [J]. *Copeia*, **1996**: 488-493.
- Becker PH, Erdelen M. 1982. Vegetation surrounding herring gull (*Larus argentatus*) nests in relation to wind direction [J]. *J Ornithol*, **123**: 117-130.
- Burger J, Zappalorti RT. 1986. Nest site selection by pine snakes, *Pituophis melanoleucus*, in the New Jersey Pine Barrens [J]. *Copeia*, **1986**: 116-121.
- Burger J. 1993. Colony and nest site selection in lava lizards *Tropidurus* spp. in the Galapagos Islands [J]. *Copeia*, **1993**: 748-754.
- Clifford LD, Anderson DJ. 2001. Food limitation explains most clutch size variation in the Nazca booby [J]. *J Anim Ecol*, **70**: 539-545.
- Cui NF. 1998. China Placename Dictionary [M]. Beijing: The Commercial Press, 1650. [崔乃夫. 1998. 中华人民共和国地名大词典. 北京: 商务印书馆, 1650.]
- Fei L. 1999. Atlas of Amphibians of China [M]. Zhengzhou: Henan Science and Technology Publishing House. [费梁. 1999. 中国两栖动物图鉴. 郑州: 河南科学技术出版社.]
- Goin CJ, Goin OB, Zug GR. 1978. Introduction to Herpetology [M]. 3rd ed. San Francisco: WH Freeman and Company.
- Gosner KL. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification [J]. *Herpetologica*, **16**: 183-190.
- Hebei People's Government. 2005. The list of key conservation wild animals of Hebei Province [Z]. [河北省人民政府. 2005. 河北省重点保护陆生野生动物名录. http://www.hebei.gov.cn/govaffair/law/standard_detail.jsp?id=1778]
- Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LAC, Foster MS. 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians [M]. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Hirai R, Matsui M. 1999. Feeding habits of the pond frog, *Rana nigromaculata*, inhabiting rice fields in Kyoto, Japan [J]. *Copeia*, **1999**: 940-947.
- Hirai R. 2004. Diet composition of introduced bullfrog, *Rana catesbeiana*, in the Mizorogaike pond of Kyoto, Japan [J]. *Ecol Res*, **19**: 375-380.
- Howard RD. 1981. Sexual dimorphism in bullfrog [J]. *Ecology*, **62**: 303-310.
- Huang MH. 1990. Fauna of Zhejiang: Amphibia and Reptilia [M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Publishing House. [黄美华. 1990. 浙江动物志: 两栖类和爬行类. 杭州: 浙江科学技术出版社.]
- Jaeger RG. 1994. Transect sampling [A]. In: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LC, Foster MS. Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians [M]. Washington: Smithsonian Institution Press, 103-107.
- Jiangxi People's Government. 2006. The list of key conservation wild animals of Jiangxi Province [Z]. [江西省重点保护野生动物名录. 2006. <http://www.jxgdw.com/jxgd/tour/lyzt/ysdwsq/jxysdwbh/userobjectlai665491.html>]
- Joern WT, Jackson JF. 1981. Homogeneity of vegetational cover around the nest and avoidance of nest predation by mockingbirds [J]. *Auk*, **100**: 497-499.
- Kats LB, Petranks JW, Sih A. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes [J]. *Ecology*, **69** (6): 1865-1870.
- Keating KA, Cherry S. 2004. Use and interpretation of logistic regression in habitat-selection studies [J]. *J Wildl Manage*, **68** (4): 774-789.
- Kolbe JJ, Janzen FJ. 2001. The influence of propagule size and maternal nest-site selection on survival and behaviour of neonate turtles [J]. *Funct Ecol*, **15** (6): 772-781.
- Laugen AT, Laurila A, Jönsson KI, Söderman F, Merilä J. 2005. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule [J]? *Evol Ecol Res*, **7**: 717-731.
- Lauria A. 1998. Breeding habitat selection and larval performance of two anurans in freshwater rock-pools [J]. *Ecography*, **21**: 484-494.
- Li FL, Chen HJ. 1986. Some ecological data of *Rhacophorus dugitiei* [J]. *Acta Herpetol Sin*, **5** (4): 246-250. [李芳林, 陈火结. 1986. 宝兴树蛙的若干生态学资料. 两栖爬行动物学报, **5** (4): 246-250.]
- Li YM, Li DM. 1995. The investigation on live wildlife trade across Guangxi Borders between China and Vietnam [A]. In: China Council for International Cooperation on Environment and Development (CCICED). Conserving China's Biodiversity: Reports of the Biodiversity Working Group (BWG) [M]. Beijing: China Environmental Science Press, 112-158. [李义明, 李典谟. 1995. 广西及广西中越边境野生动物贸易调查. 见: 中国环境与发展国际合作委员会. 保护中国的生物多样性. 北京: 中国环境科学出版社, 112-158.]
- Li YM, Niemelä J, Li DM. 1998. Nested distribution of amphibians in the Zhoushan archipelago, China: Can selective extinction cause nested subsets of species [J]. *Oecologia*, **113**: 557-564.
- Lin GH. 1958. An investigation on the breeding habits of *Rana nigromaculata* in the suburbs of Nanchang [J]. *Acta Zool Sin*, **10** (4): 421-430. [林光华. 1958. 南昌近郊青蛙 (*Rana nigromaculata*) 产卵习性的调查. 动物学报, **10** (4): 421-430.]
- McAlpine DF, Dilworth TG. 1989. Microhabitat and prey size among three species of *Rana* (Anura: Ranidae) sympatric in eastern Canada [J]. *Can J Zool*, **67**: 2244-2252.
- Monnet JM, Cherry MI. 2002. Sexual size dimorphism in anurans [J]. *Proc R Soc Lond Ser B*, **269**: 2301-2307.
- Pearl CA, Adams MJ, Leuthold N, Bury RB. 2005. Amphibian occurrence and aquatic invaders in a changing landscape: Implications for wetland mitigation in the Willamette Valley, Oregon, USA [J]. *Wetlands*, **25** (1): 76-88.
- Petranks JW. 1990. Observations on nest site selection, nest desertion, and embryonic survival in marbled salamanders [J]. *J Herpetol*, **24**: 229-234.
- Pilliod DS, Peterson CR. 2001. Local and landscape effects of introduced trout on amphibians in historically fishless watersheds [J]. *Ecosystems*, **4**: 322-333.
- Pough FH, Andrews RM, Cadle JE, Crump ML, Savitsky AH, Wells KD. 2003. Herpetology [M]. 3rd ed. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall.
- Reznick DN, Butler MJIV, Rodd FH, Ross P. 1996. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*) 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection [J]. *Evolution*, **50**: 1651-1660.
- Semlitsch RD. 2002. Critical elements for biologically based recovery plans of aquatic-breeding amphibians [J]. *Conserv Biol*, **16** (3): 619-629.
- Sergio F, Marchesi L, Pedrini P. 2004. Integrating individual habitat choices and regional distribution of a biodiversity indicator and top predator [J]. *J Biogeogr*, **31**: 619-628.

- Sæther BE. 1987. The influence of body weight on the covariation between reproductive traits in European birds [J]. *Oikos*, **48** (1): 79–88.
- Shine R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia [J]. *Copeia*, **1979**: 297–306.
- Stearns SC, Ackermann M, Doebeli M, Kaiser M. 2000. Experimental evolution of aging, growth, and reproduction in fruitflies [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **97**: 3309–3313.
- Tejedo M. 1992. Absence of the trade-off between the size and number of offspring in the natterjack toad (*Bufo calamita*) [J]. *Oecologia*, **90**: 294–296.
- The Conservation Office for Wild Animals and Plants of Guangdong Province. 2002. The list of key conservation wild animals of Guangdong Province [Z]. [广东省野生动植物保护管理办公室. 2002. 广东省重点保护陆生野生动物名录. [#](http://wcm.gdf.gov.cn/ys-dzw/dwml.php)]
- The Standing Committee of Hainan People's Congress. 1996. The measures of Hainan Province to implement the Law of the People's Republic of China on the Protection of Wildlife [Z]. [海南省人民代表大会常务委员会. 1996. 海南省实施《中华人民共和国野生动物保护法》办法. [#](http://www.haolawyer.com/law/view_73145.html)]
- Tian YZ, Sun AQ, Li S. 1998. Studies on reproductive ecology of *Tylostotriton kweichowensis* Fang and Chang [J]. *Sichuan J Zool*, **17** (2): 60–64. [田应洲, 孙爱群, 李松. 1998. 贵州疣螈繁殖生态的研究. *四川动物*, **17** (2): 60–64.]
- Tilley SG. 1968. Size-fecundity relationships and their evolutionary implications in five desmognathine salamanders [J]. *Evolution*, **22** (4): 806–816.
- Wang JZ. 1965. Preliminary observation on depositing habits of *Rana nigromaculata* in the suburbs of Taiyuan, Shanxi [J]. *Chn J Zool*, **7** (6): 264–265. [王鉴泽. 1965. 太原近郊青蛙产卵习性的初步观察. *动物学杂志*, **7** (6): 264–265.]
- Wang XC. 1957. The development of *Rana nigromaculata* [J]. *Bull Biol*, **4**: 8–20. [王希成. 1957. 青蛙的发育. *生物学通报*, **4**: 8–20.]
- Werner EE, Gilliam JF, Hall DJ, Mittelbach GG. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish [J]. *Ecology*, **64** (6): 1540–1548.
- Wilson DS. 1998. Nest-site selection: Microhabitat variation and its effects on the survival of turtle embryos [J]. *Ecology*, **79** (6): 1884–1892.
- Wu ZJ, Wang YP, Li YM. 2004. National population of bullfrog (*Rana catesbeiana*) and their potential threat in the east of Zhejiang Province [J]. *Biodiver Sci*, **12**: 441–446. [武正军, 王彦平, 李义明. 2004. 浙江东部牛蛙的自然种群及潜在危害. *生物多样性*, **12** (4): 441–446.]
- Wu ZJ, Li YM, Murray BR. 2006. Insular shifts in body size of rice frogs in the Zhoushan archipelago, China [J]. *J Anim Ecol*, **75**: 1071–1080.
- Zanette L, Clinchy M, Smith JNM. 2006. Food and predators affect egg production in song sparrows [J]. *Ecology*, **87** (10): 2459–2467.
- Zhang LF, Gao W. 1989. A research on feeding habits of *Rana nigromaculata* in the rice field in summer and autumn in Beijing [J]. *J Beijing Normal Univ (Natural Science)*, **10**: 51–55. [张立峰, 高武. 1989. 北京稻区夏秋季黑斑蛙的食性分析. *北京师范大学学报 (自然科学版)*, **10**: 51–55.]
- Zhao EM, Adler K. 1993. *Herpetology of China* [M]. Oxford (Ohio): Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Zhejiang Bureau of Suveying and Mapping. 1989. *Atlas of Zhejiang Province* [M]. Shanghai: China Map Society Press. [浙江省测绘局. 1989. 浙江省地图册. 上海: 中华地图学社.]
- Zheng RQ, Du WG, Shou L. 2002. Sexual dimorphism and female reproductive characteristics in the black-spotted pond frog, *pelophylax nigromaculata* [J]. *Chn J Zool*, **37** (4): 14–18. [郑荣泉, 杜卫国, 寿鹿. 2002. 黑斑侧褶蛙的两性异形和雌性繁殖特征. *动物学杂志*, **37** (4): 14–18.]
- Zou SC. 1993. Study contents and methods for the breeding ecology in anurans [J]. *Bull Biol*, **28** (2): 9–10. [邹寿昌. 1993. 无尾两栖类繁殖生态研究的内容和方法. *生物学通报*, **28** (2): 9–10.]